干旱区地理
ARID LAND GEOGRAPHY

黄土高原苹果树叶片气孔导度的环境响应与模拟

苗 玉[1]， 高冠龙[1,2,3]， 李 伟[1]

（1. 山西大学环境与资源学院，山西 太原 030006；2. 陕西省土地整治重点实验室，陕西 西安 710064；
3. 中国科学院西北生态环境资源研究院，甘肃 兰州 730000）

摘 要： 气孔导度(g_s)是衡量植物与外界环境中水、CO_2等物质交换速率的重要参数，其观测与模拟可以有效指示物质交换情况及各项生理参数。通过LI-6400便携式光合测定仪对黄土高原苹果树叶片各项生理参数进行观测，分析g_s日变化特征及其与环境因子的响应关系，运用Jarvis模型和Ball-Woodrow-Berry（BWB）模型对g_s进行模拟。研究结果显示：（1）黄土高原苹果树g_s日变化在气温较高、辐射较强的8、9月观测日内呈双峰曲线。上午（8:00—12:00）随着太阳辐射逐渐增强，气孔张开，g_s在11:00—13:00出现第一次峰值；中午（12:00—14:00）由于气温(T_a)升高，为避免细胞散失过多水分，气孔关闭出现短暂的"光合午休"现象；午后（14:00—18:00），随着T_a、光合有效辐射（PAR）下降，g_s逐渐增加并在15:00—17:00出现第二次峰值。（2）通过灰色关联度分析，发现g_s与各环境因子的关联程度依次为：PAR（0.731）>CO_2浓度(C_a，0.712)>饱和水汽压差（VPD，0.702）>T_a（0.689）>相对湿度(h_s，0.673)。g_s与各环境因子的响应关系表现为：随PAR、T_a、C_a、h_s的增大而增大，随VPD的增大而减小。（3）从g_s的模拟结果可以看出，Jarvis模型的决定系数（0.678）、修正效率系数（0.335）和修正一致系数（0.803）均优于BWB模型各值（0.329、-1.630、0.138），而平均绝对误差（0.103）小于BWB模型（0.143），表明Jarvis模型模拟效果较好。通过对黄土高原苹果树叶片g_s环境响应与模拟的分析研究，对于掌握苹果树叶片一天内不同时刻对水分的需求变化，进一步提高该地区苹果树种植的水资源利用效率具有重要意义。

关 键 词： 气孔导度；灰色关联度；苹果树；黄土高原

文章编号：

气孔是调控植物与外界环境中水和CO_2等物质能量交换的关键环节，其变化深刻影响着植物蒸腾和光合作用，并对空气相对湿度(h_s，%)和气温(T_a，℃)产生重要的调节作用[1]。气孔交换速率通常用气孔导度(g_s，$mol \cdot H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)衡量，植物体通过$g_s$实现对光合作用、蒸腾作用等生理特性的影响抑制，并随T_a、CO_2浓度(C_a，$\mu mol \cdot mol^{-1}$)等条件的变化而发生改变，在植物体中起着重要的平衡调节作用。通过分析g_s与各环境因子的响应关系，根据植物的生理需求来调控适宜的生长环境是提高植物水分利用效率的重要途径，对于作物水分利用机制过程的解释以及环境的优化管理等都具有重要意义[2]。在g_s的观测过程中，由于所需工作量大且容易受到外部天气状况的影响，导致在获取长时间序列的数据方面存在困难。因此，运用模型进行模拟成为研究植物g_s最有效的方法。目前广泛用于估算g_s对环境因子响应的经验模型主要为Jarvis模型和Ball-Woodrow-Berry（BWB）模型[3]。

苹果是一种重要的经济作物，开展苹果树g_s与各环境因子的响应及模拟研究，对于提高该地区苹果树种植的水资源利用效率、进行g_s尺度扩展及其与大气间的通量估算等都具有重要意义。有关苹果树g_s的变化趋势与环境响应研究，张敏[4]对不同灌水量、蓄水坑深条件下苹果树g_s日变化特征以及

收稿日期： 2020-10-08； **修订日期：** 2020-11-23

基金项目： 山西省应用基础研究面上青年基金项目（201801D221286）；中国博士后科学基金资助项目（2018M643769）；山西省高等学校科技创新项目（2020L0028）和中央高校基本科研业务费（自然科学类）资助项目（300102279505）资助

作者简介： 苗玉（1996-），女，硕士研究生，研究方向为生态水文与植物生理生态研究. E-mail: my09296822@163.com

通讯作者： 高冠龙（1988-），男，博士，讲师，研究方向为干旱区生态水文研究. E-mail: gaoguanlong@sxu.edu.cn

g_s与净光合速率(P_n, μmol·m^{-2}·s^{-1})的响应关系进行具体分析,马文云[5]、仇群伊[6]研究了蓄水坑灌条件下苹果树g_s与蒸腾速率(T_r, mol·m^{-2}·s^{-1})的日变化特征及二者的响应关系;李波[7]、李蕊[8]通过分析g_s与土壤含水率、光照强度、光合有效辐射(PAR, W·m^{-2})的响应关系,进一步研究了不同坑深、不同灌水上下限条件下g_s的季节动态变化;赵文渊等[9]对蓄水坑灌条件下苹果树冠层g_s日变化及影响因子进行了研究,结果均表明苹果树g_s日变化呈先升高后降低的趋势,个别观测日内有"光合午休"现象。在g_s的模拟研究方面,郑利剑[10]运用Jarvis模型对蓄水坑灌条件下苹果树g_s进行了数值模拟,高照全等[11]利用Leuning(1995)改进的g_s半机理模型模拟了不同灌水条件下盆栽苹果树T_r、g_s、P_n的动态变化。关于苹果树g_s的模拟均是基于单一模型,缺乏多模型模拟精度对比研究。

黄土高原属于典型的温带季风气候区,区内降水集中、四季分明,是苹果树种植的优势产区。然而,该区冬春季节气候干旱,降水分布不均导致苹果树生长所需的水分、养料等供应不足,使其生长受到限制。本文以黄土高原苹果树为例,研究苹果树g_s与各环境因子的响应关系,选用Jarvis模型和BWB模型对黄土高原苹果树g_s进行数值模拟,旨在掌握黄土高原苹果树一天内不同时刻对水分的需求变化,进一步提高该地区苹果树种植的水资源利用效率。

1 研究区概况

试验样地位于山西省农科院植物保护研究所东阳试验研究基地,地处山西省中部地形区,属于温带季风气候区,夏秋季降水集中,冬春季节较干旱,平均年降水量为450 mm,h_s达60%,年均气温为9.5 ℃,年均风速为2.4 m·s^{-1}。试验样地内共有苹果树42棵,平均冠幅为316 cm×318 cm,平均地径为10.9 cm。

2 研究方法

2.1 试验设计与方法

试验于2019年7—9月苹果树主要生长季内进行,在试验样地内选取3株长势较好的苹果树作为样树,采用美国LI-6400便携式光合作用测定系统对P_n、T_r、C_a、叶表面CO_2浓度(C_s, mol·mol^{-1})、PAR、g_s等生理参数进行观测。观测过程中,在样树上选取3片阳生叶片并对各参数值重复记录3次,观测时间为8:00—18:00,时间间隔为1 h,不同观测日期再根据天气、日出日落时间等变化情况做出相应调整。此外,为获取样地内饱和水汽压差(VPD, kPa)、T_a、h_s和风速(u, m·s^{-1})等气象参数,还设置了小型气象站以供观测。数据收集整理完成后,采用SPSS 24.0对数据进行预处理,方便后期利用模型进行模拟分析。

2.2 g_s模型介绍

Jarvis[12]模型综合考虑了PAR、VPD、T_a和C_a对植物叶片g_s的影响,其表达式如下:

$$g_s = g_p(\mathrm{PAR})g_D(\mathrm{VPD})g_T(T_a)g_c(C_a) \tag{1}$$

式中:$g_p(\mathrm{PAR})$、$g_D(\mathrm{VPD})$、$g_T(T_a)$、$g_c(C_a)$分别表示PAR、VPD、T_a、C_a对g_s的响应函数。在以往的研究中,国内外学者关于单一因子对g_s的响应模型给出了不同的表达式:

$$g_{p1}(\mathrm{PAR}) = a_1 + a_2\mathrm{PAR} \tag{2}$$

$$g_{p2}(\mathrm{PAR}) = \frac{a_1\mathrm{PAR}}{a_2 + \mathrm{PAR}} \tag{3}$$

$$g_{p3}(\mathrm{PAR}) = \frac{a_1 + a_2\mathrm{PAR}/a_3}{1 + \mathrm{PAR}/a_3} \tag{4}$$

$$g_{D1}(D) = 1 - b_1(D) \tag{5}$$

$$g_{D2}(D) = \frac{1}{1 + b_1(D)} \tag{6}$$

$$g_{D3}(D) = \frac{1 - b_1(D)}{1 + b_2(D)} \tag{7}$$

$$g_T(T_a) = c_1 + c_2T_a + c_3T_a^2 \tag{8}$$

$$g_c(C_a) = 1 - d_1C_a \tag{9}$$

式中:a_1、a_2、a_3、b_1、b_2、c_1、c_2、c_3、d_1均为待定参数;D为VPD。

BWB[13]模型假设g_s和A之间呈线性关系,在很大程度上描述了气孔的开闭机理,计算公式如下所示:

$$g_s = m\frac{Ah_s}{C_s} + g_0 \tag{10}$$

式中:m和g_0为待定参数;A为光合有效辐射;C_s为叶表面CO_2浓度。

2.3 模型模拟精度评定指标

通过对比实测叶片气孔导度与各模型模拟的气孔导度结果,进而可以确定各模型的模拟精度。本文引用Legates等[14]研究中所选用的3个数据指

标来评定模型的模拟精度：修正效率系数(E_1)、修正一致系数(d_1)和平均绝对误差(MAE)。各系数计算公式为：

$$E_1 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{N} \left| O_i - M_i \right|}{\sum_{i=1}^{N} \left| O_i - \overline{O}_i \right|} \tag{11}$$

$$d_1 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{N} \left| O_i - M_i \right|}{\sum_{i=1}^{N} \left(\left| O_i - \overline{O}_i \right| + \left| M_i - \overline{O}_i \right| \right)} \tag{12}$$

$$\mathrm{MAE} = \frac{\sum_{i=1}^{N} \left| O_i - M_i \right|}{N} \tag{13}$$

式中：O_i为实测叶片气孔导度($mol \cdot H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)；$M_i$为模拟气孔导度($mol \cdot H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)；$\overline{O}_i$为实测平均气孔导度($mol \cdot H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)；$N$为样本总数。如果决定系数($R^2$)、$E_1$和$d_1$的值较大而MAE的值较小，且斜率接近于1，则该模型模拟精度高[15]。

2.4 灰色关联度

灰色关联度分析主要是根据变量间变化发展趋势的相似或一致性程度来反映变量间的关联程度。在对g_s进行灰色关联度分析之前，首先要建立一个灰色系统[16]：选择5个天气晴朗、数据记录较好的典型日作为数据源，将g_s设为参考序列，PAR、VPD、T_a、C_a和h_s这5个环境因子设为比较序列，进行关联系数(ξ_{xi})和关联度(r_i)的测定。

2.4.1 *无量纲化处理*　由于影响苹果树叶片g_s的各环境因子的生理意义以及取值范围等都有较大的不同，需要对数据进行无量纲标准化处理。通常无量纲化处理方法包括均值化法、初值化法和$\frac{x-\bar{x}}{s}$变换等，本文主要采用$\frac{x-\bar{x}}{s}$变换法进行数据处理。

2.4.2 *关联系数和关联度*　对无量纲化后的数据进行灰色关联度分析，通过计算可得g_s与各环境因子的ξ_{xi}和r_i，这里的关联程度实质上是指曲线趋势发展的相似程度。本文选定g_s作为参考序列，PAR、C_a、T_a、VPD、h_s作为比较序列，计算参考序列与比较序列在各个时刻(即曲线上各点)的ξ_{xi}和r_i。计算方法如下公式：

$$\xi_{xi} = \frac{\Delta(\min) + \rho\Delta(\max)}{\Delta_{xi}(k) + \rho\Delta(\max)} \tag{14}$$

$$r_i = \frac{1}{N}\sum_{k=1}^{N} \xi_{xi}(k) \tag{15}$$

式中：ρ为分辨系数，一般在0~1之间，通常取0.5；参考序列与比较序列之差最小值记为$\Delta(\min)$，最大值记为$\Delta(\max)$；参考序列与比较序列每一点的绝对差值记为$\Delta_{xi}(k)$，其中xi表示PAR、C_a、T_a、VPD、h_s这5个比较序列，k表示环境因子的观测点(k=1, 2, 3, …)；N为各环境因子的观测总数；$\xi_{xi}(k)$为比较序列中各时间点的值。

3　结果与分析

3.1 苹果树g_s日变化

基于2019年7—9月苹果树主要生长季内实测g_s数据，每月选取1~2 d晴朗天气条件分析苹果树叶片g_s变化情况(图1)。

由图1可以看出，苹果树叶片g_s日变化在气温较高、辐射较强的8、9月观测日内呈现双峰曲线。上午随着光照的不断增强，气孔开度逐渐增大并在11:00—13:00达第一峰值。中午高温辐射条件增大了叶内外水汽压梯度(正午气温一般约在36.8 ℃，有时甚至超过40 ℃，图2)，蒸腾作用也逐渐强盛，为减少散失过多水分，气孔闭合，g_s减小。午后T_r下

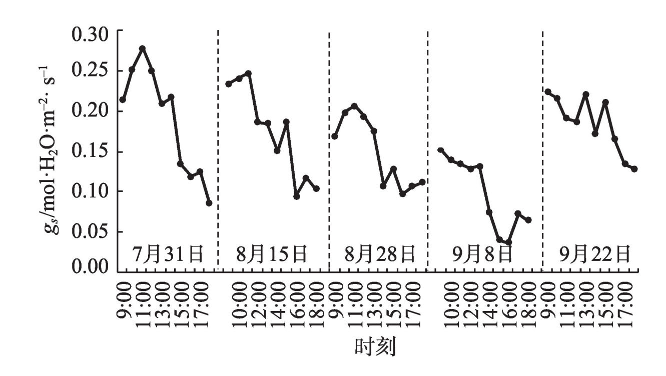


图1　气孔导度(g_s)日变化特征

Fig. 1　Diurnal variations of stomatal conductance (g_s)

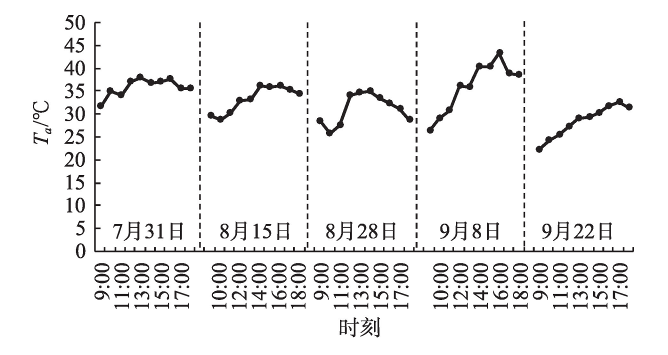


图2　气温(T_a)日变化

Fig. 2　Diurnal variations of air temperature (T_a)

降，g_s逐渐回升并出现第二次峰值，且下午g_s峰值始终低于上午峰值。

3.2 苹果树g_s的环境响应

3.2.1 灰色关联度分析 根据无量纲标准化后的数据分别计算ξ_{xi}和r_i（表1和表2）。表1中显示了各个时刻g_s与PAR、C_a、VPD、T_a和h_s之间的关联程度，表2则从总体上反映g_s与各环境因子的关联度。

表1 各环境因子与气孔导度(g_s)的关联系数

Tab. 1 Correlation coefficient between each environmental factor and stomatal conductance (g_s)

PAR/W·m^{-2}	C_a/μmol·mol^{-1}	VPD/kPa	T_a/℃	h_s/%
0.732	0.423	0.533	0.665	0.484
0.877	0.481	0.555	0.874	0.527
0.815	0.524	0.818	0.677	0.693
0.746	0.498	0.721	0.772	0.628
0.838	0.407	0.751	0.714	0.516
0.492	0.400	0.801	0.843	0.642
0.998	0.522	0.513	0.510	0.590
0.736	0.830	0.646	0.782	0.671
0.911	0.969	0.958	0.775	0.897
0.649	0.931	1.000	0.818	0.833
0.864	0.804	0.893	0.882	0.723
0.678	0.856	0.947	0.992	0.753
0.834	0.521	0.476	0.419	0.497
0.708	0.678	0.734	0.893	0.896
0.612	0.611	0.887	0.915	0.698
0.822	0.845	0.897	0.745	0.718
0.668	0.850	0.702	0.537	0.729
0.561	0.937	0.717	0.529	0.771
0.854	0.646	0.817	0.810	0.645
0.859	0.671	0.841	0.834	0.671
0.755	0.716	0.486	0.510	0.558
0.748	0.797	0.445	0.508	0.544
0.856	0.802	0.334	0.413	0.468
0.480	0.850	0.509	0.604	0.499
0.356	0.702	0.646	0.790	0.599
0.704	0.732	0.574	0.520	0.978
0.787	0.714	0.648	0.541	0.774
0.767	0.840	0.673	0.580	0.662
0.864	0.966	0.932	0.770	0.592
0.341	0.831	0.594	0.445	0.946

注：PAR为光合有效辐射；C_a为CO_2浓度；VPD为叶片饱含水汽压差；T_a为气温；h_s为空气相对湿度。下同。

由表2可知，g_s与各环境因子的关联程度依次为：PAR (0.731)>C_a(0.712)>VPD (0.702)>T_a(0.689)>h_s(0.673)。这说明PAR、C_a、VPD与g_s的关系较为密切，对气孔开度的影响较大，而h_s与g_s的关联度最小。

3.2.2 g_s对各环境因子的响应 太阳光照是植物进行光合、蒸腾作用的重要条件，也是影响植物叶片g_s的重要因素。由图3a中可以看出，g_s随PAR的增大而逐渐增大。上午(8:00—12:00)g_s随PAR的增大而逐渐增大，并在11:00—13:00间出现第一次峰值；午间(12:00—14:00)PAR持续增强，当PAR超过1200 W·m^{-2}后(午间PAR均值达1385 W·m^{-2})，为减少过多的水分散失气孔闭合，g_s也随之下降；午后(14:00—18:00)随着PAR、T_r下降，叶水势得到一定程度的回升，g_s也呈短暂的上升趋势并出现第二次峰值，之后g_s趋于下降。

CO_2是植物进行光合作用的重要原料，通常认为低C_a可以促进气孔开张，高C_a会使气孔迅速关闭[17]。图3b给出了g_s对C_a的响应关系，可以看出，当C_a较低时，g_s随C_a的增大逐渐增大；当C_a增大到375 μmol·mol^{-1}后，g_s随C_a下降的趋势较为明显。维持较高g_s的C_a范围约在350~375 μmol·mol^{-1}之间，过高或过低的C_a都会对植物g_s产生一定抑制作用。

图3c给出了g_s对VPD的响应关系，可以看到，g_s随VPD的增大而逐渐降低。从全天来看，VPD从早间开始持续上升，g_s下降幅度较小；午间VPD迅速增大(午间VPD均值为3.784 kPa，峰值可达7.107 kPa)，气孔闭合以避免过多的水分散失，g_s值也迅速下降。

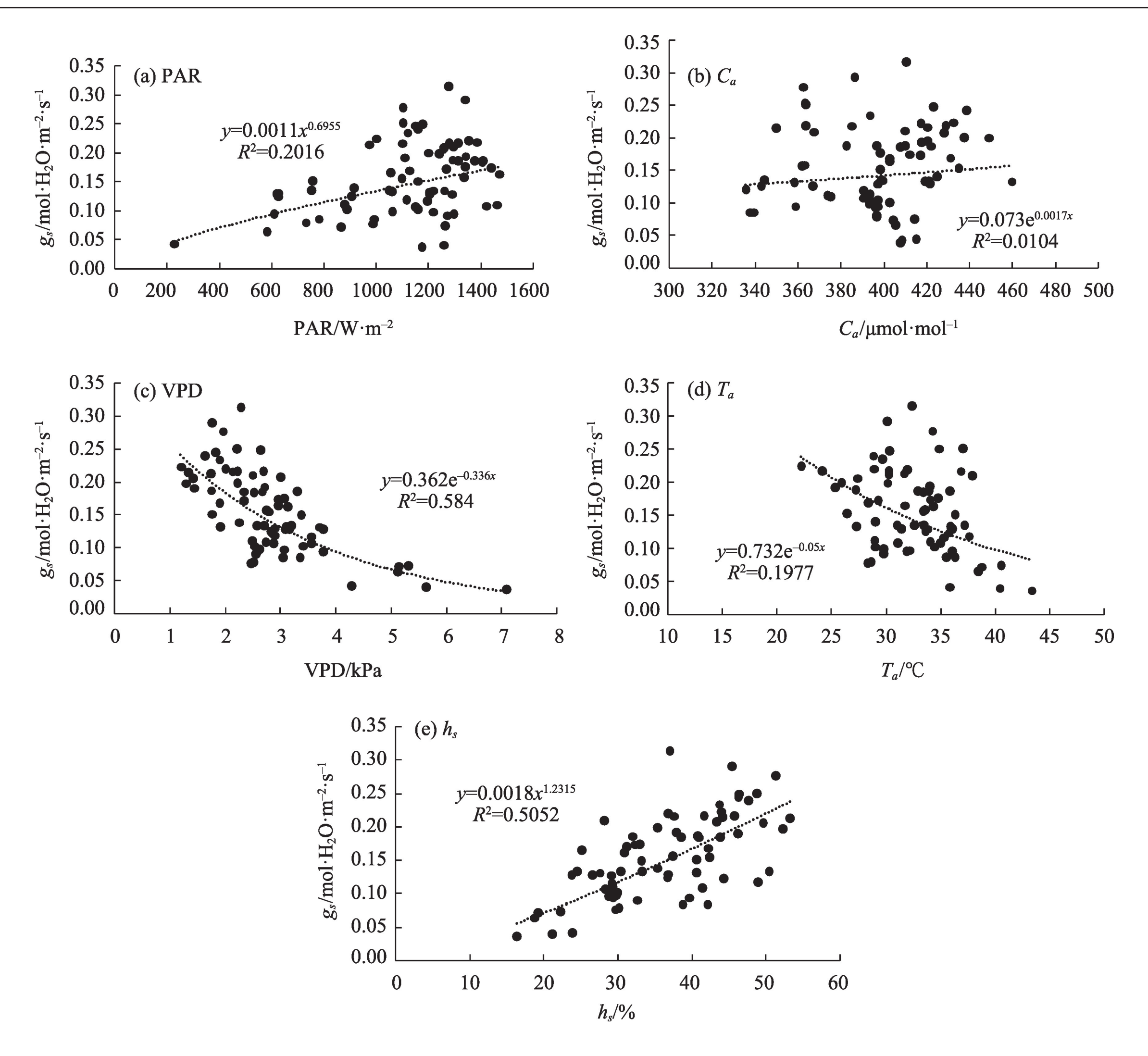
一般认为，T_a对植物叶片g_s的影响是随着T_a的升高，g_s有增大的趋势，当T_a超过某一界限时，g_s迅速降低。由图3d可以看出，g_s随T_a的升高逐渐增大，在30 ℃~35 ℃左右达到最大值，此后随T_a的升高g_s逐渐降低。

图3e给出了g_s对h_s的响应关系，可以看出，g_s随h_s的增大而增大。从全天来看，清晨h_s较大(均值约为43.048%，峰值可达52.191%)，g_s随着h_s的增大而上升；午后(14:00—18:00)随着T_a和PAR的不断升高，h_s迅速下降，g_s受高温影响也呈下降趋势。

表2 各环境因子与气孔导度(g_s)的关联度

Tab. 2 Correlation between environmental factors and stomatal conductance (g_s)

关联度	PAR/W·m^{-2}	C_a/μmol·mol^{-1}	VPD/kPa	T_a/℃	h_s/%
r_i	0.731	0.712	0.702	0.689	0.673



注：g_s为苹果树叶片气孔导度；PAR为光合有效辐射；C_a为CO_2浓度；VPD为饱和水汽压差；T_a为气温；h_s为空气相对湿度。

图3　苹果树叶片气孔导度(g_s)与各环境因子的关系

Fig. 3　Response relationship between stomatal conductance (g_s) and environmental factors in apple tree leaves

3.3　黄土高原苹果树g_s模拟

3.3.1　Jarvis模型、BWB模型表达式的确定　由Jarvis模型中各单一因子对g_s的响应模型可以看出，由不同因子计算公式组合确定的Jarvis模型表达式有9种形式。本文基于实际观测的苹果树叶片g_s数据，对比分析Jarvis模型不同表达式的模拟结果，比较R^2值确定最优模型表达式。此外，通过SPSS 24.0对观测数据进行拟合确定待定系数值，最终确定Jarvis模型和BWB模型的表达式，具体结果见表3和表4。

基于确定的Jarvis模型和BWB模型表达式，结合各参数值模拟计算苹果树叶片g_s，再根据评定模型精度指标，综合分析模型的模拟精度。

3.3.2　g_s模型精度对比　苹果树叶片主要生长季内实测g_s与Jarvis模型、BWB模型模拟g_s对比见图4和

表3　2019年用于模拟苹果树叶片气孔导度的Jarvis模型结构确定

Tab. 3　Determination of the Jarvis model expressions for estimating stomatal conductance of apple tree in 2019, respectively

表达式	R^2	系数
$g_{p1}(PAR)g_{D1}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	–	–
$g_{p1}(PAR)g_{D2}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	0.677	0.997
*$g_{p1}(PAR)g_{D3}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	0.678	0.756
$g_{p2}(PAR)g_{D1}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	–	–
$g_{p2}(PAR)g_{D2}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	0.628	−0.222
$g_{p2}(PAR)g_{D3}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	0.617	−0.861
$g_{p3}(PAR)g_{D1}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	–	–
$g_{p3}(PAR)g_{D2}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	0.673	0.517
$g_{p3}(PAR)g_{D3}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	0.677	−0.262

注：*表示该模型为最优叶片气孔导度模型；–表示无法进行拟合计算。

表4 Jarvis模型、BWB模型表达式

Tab. 4 The expressions of the Jarvis and BWB models

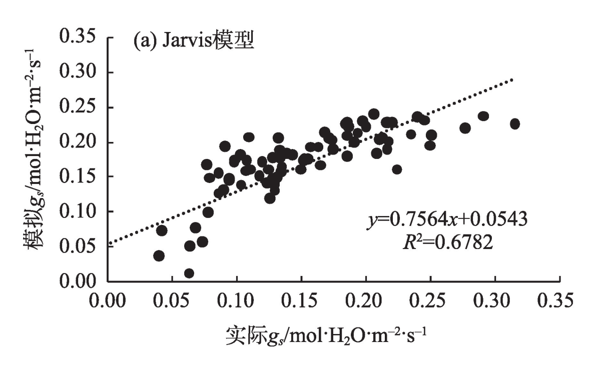
模型	公式	表达式	R^2
Jarvis模型	$g_{p1}(PAR)g_{D3}(VPD)g_T(T_a)g_c(C_a)$	$g_s=(0.001+6.885E-7PAR)\times\frac{1-2.890VPD}{1+2.730VPD}\times(-128.936+11.444T_a-0.150T_a^2)\times(1+0.003C_a)$	0.678
BWB模型	$g_s=m\frac{A\times h_s}{C_s}+g_0$	$g_s=0.001\times\frac{A\times h_s}{C_s}+0.036$	0.329

表5。从图4中可以看到，通过Jarvis模型计算得到的苹果树g_s模拟值在散点图中的分布较BWB模型更为集中，线性拟合方程斜率(0.756)也高于BWB方程线性拟合斜率(0.321)。从表5中可以看到，Jarvis模型的E_1(0.335)、d_1(0.803)和R^2(0.678)均高于BWB模型各对应值(-1.630，0.138和0.329)，而Jarvis模型的MAE(0.103)低于BWB模型(0.143)。因而，在本研究中，Jarvis模型对苹果树叶片g_s的模拟精度更高。

4 讨论

本文采用LI-6400光合作用测定系统对苹果树g_s进行观测，分析晴朗天气条件下g_s的日变化特征，结果显示苹果树g_s日变化在气温较高、辐射较强的8、9月观测日内呈双峰曲线，这一结论与高照全等[11]对不同水分条件下苹果树、李明霞等[18]对盛果末期苹果树的g_s日变化结果一致，其原因在于：上午受PAR和T_a的影响，气孔张开，g_s迅速上升并在11:00—13:00达第一峰值；午间由于T_a升高，强烈蒸腾作用下气孔关闭，g_s减小；午后T_r减弱，g_s回升并在15:00—17:00出现第二次峰值，且下午g_s峰值始终低于上午峰值。

在与环境因子的响应关系中，随着PAR、C_a、h_s、T_a的增加，叶片g_s均表现为上升趋势，当超过各因子一定阈值后，g_s呈下降趋势。这一结论与柴梦滢[19]、高娟[20]对苹果树叶片g_s与PAR、T_a，以及司建华等[17]对胡杨g_s与C_a、王海珍等[21]对灰胡杨g_s与h_s的响应结果一致，但与阮成江等[22]对黄土丘陵沙棘g_s与C_a、唐凤德等[23]对长白山阔叶红松林叶片g_s与C_a、h_s的响应结果存在差异，这可能与研究区域地理环境和植物种类有关。对于g_s与VPD的响应，结果显示g_s随VPD的增大而减小，这一结论与王海珍等[21]对灰胡杨、周丽娜等[24]对林下参叶片g_s与VPD的响应结果一致。g_s对环境因子不同的响应关系原因在于：



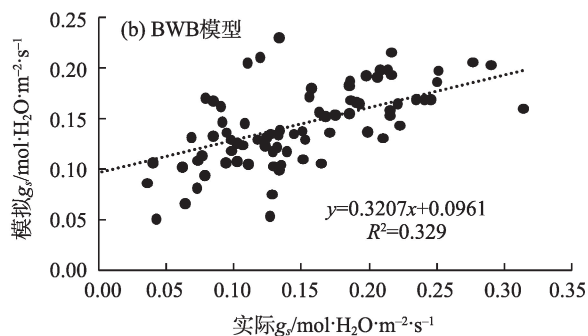


图4 2019年苹果树主要生长季内实测气孔导度与模拟气孔导度对比

Fig. 4 Comparison between the measured and simulated stomatal conductance during the main growing season of apple tree in 2019, respectively

表5 2019年苹果树主要生长季Jarvis、BWB模型模拟精度对比

Tab. 5 Comparison of accuracies between the Jarvis and BWB models in 2019, respectively

模型	修正效率系数(E_1)/mm	修正一致系数(d_1)/mm	平均绝对误差(MAE)/mm	R^2
Jarvis模型	0.335	0.803	0.103	0.678
BWB模型	-1.630	0.138	0.143	0.329

一天之中，随着PAR、T_a、C_a的逐渐增强，气孔开度增大导致叶片P_n加快，g_s呈上升趋势；当各环境因子超过一定阈值后，叶片在外界高温、较高VPD的刺激下，为减少细胞散失过多的水分，气孔闭合，g_s呈下降趋势。而较高的h_s多对应于清晨、晚间或阴云、光照较弱等天气状况，相较于晴朗天气条件下的g_s数值较低。

本文运用Jarvis模型和BWB模型对苹果树g_s进行模拟，结果表明Jarvis模型模拟效果较好，这一结论与郑利剑[10]运用Jarvis模型模拟苹果树g_s的结论一致。此外，高冠龙等[3]对极端干旱区胡杨林以及马蓉等[25]对新疆博斯腾湖北岸芦苇叶片g_s的模拟结果也同样显示，Jarvis模型的拟合效果更好。未来应加强干旱半干旱气候条件下多种作物的g_s模拟以及干旱区自然植被蒸散量估算、模拟[26]和生态需水量计算[27]，进一步探讨Jarvis模型的适用性。

5　结　论

本文主要对黄土高原苹果树g_s进行系统论述，首先分析了叶片g_s日变化特征，解释了g_s与各环境因子的响应过程，运用Jarvis模型和BWB模型进行模拟分析，得到的研究结论如下：

（1）黄土高原苹果树g_s日变化在气温较高、辐射较强的8、9月观测日内呈双峰曲线，且上午峰值始终高于下午峰值。其原因在于：上午受PAR和T_a影响，气孔张开，g_s也迅速上升并在11:00—13:00达第一峰值；午间由于T_a升高，强烈的蒸腾作用下气孔关闭，g_s减小；午后T_r减弱，g_s回升并于15:00—17:00出现第二次峰值，且下午g_s峰值始终低于上午峰值。

（2）g_s与各环境因子的关联程度依次为：PAR > C_a > VPD > T_a > h_s，且g_s随PAR、T_a、C_a、h_s的增大而增大，随VPD的增大而减小。g_s对环境因子不同的响应关系原因在于：一天之中，随着PAR、T_a、C_a的逐渐增强，气孔开度增大导致叶片P_n加快，g_s呈上升趋势；当各环境因子超过一定阈值后，叶片在外界高温、较高VPD的刺激下，为减少细胞散失过多的水分，气孔闭合，g_s呈下降趋势。而较高的h_s多对应于清晨、晚间或阴云、光照较弱等天气状况，相较于晴朗天气条件下的g_s数值较低。

（3）g_s的模拟结果表明Jarvis模型模拟效果较好。在未来，还应加强干旱半干旱气候条件下多种作物的g_s模拟研究以及干旱区自然植被蒸散量估算、模拟和生态需水量计算，进一步探讨Jarvis模型的适用性。

参考文献（References）

[1] 石建红, 周锁铨, 余华, 等. 鄱阳湖流域典型树种夏季气孔导度模型及影响因素比较[J]. 环境科学研究, 2010, 23(1): 33–40. [Shi Jianhong, Zhou Suoquan, Yu Hua, et al. Stomatal conductance models of typical tree species in the basin of Poyang Lake in summer and comparison of their influencing factors[J]. Research of Environmental Sciences, 2010, 23(1): 33–40.]

[2] 张中典, 张大龙, 李建明, 等. 黄瓜气孔导度、水力导度的环境响应及其调控蒸腾效应[J]. 农业机械学报, 2016, 47(6): 139–147. [Zhang Zhongdian, Zhang Dalong, Li Jianming, et al. Environmental response of stomatal and hydraulic conductances and their effects on regulating transpiration of cucumber[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2016, 47(6): 139–147.]

[3] 高冠龙, 张小由, 鱼腾飞, 等. 极端干旱条件下胡杨叶片气孔导度模拟[J]. 干旱区地理, 2016, 39(3): 607–612. [Gao Guanlong, Zhang Xiaoyou, Yu Tengfei, et al. Simulation of leaf stomatal conductance of *Populus euphratica* Oliv under extremely dry conditions[J]. Arid Land Geography, 2016, 39(3): 607–612.]

[4] 张敏. 蓄水坑灌条件下苹果树光合特性与影响因子的分析研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2015. [Zhang Min. The analysis of apple photosynthetic characteristic and relationship with impact factors under water storage pit irrigation[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2015.]

[5] 马文云. 蓄水坑灌下灌水上下限对不同尺度苹果树蒸腾特性的影响[D]. 太原: 太原理工大学, 2019. [Ma Wenyun. Effects of irrigation upper and lower limits on transpiration characteristics of apple trees at different scales under water storage pit irrigation[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2019.]

[6] 仇群伊. 蓄水坑灌条件下苹果树蒸发蒸腾特性研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2014. [Qiu Qunyi. Research on characteristics of evaporation and transpiration of apple trees under water storage pit irragation[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2014.]

[7] 李波, 郭向红, 孙西欢, 等. 蓄水坑灌条件下不同灌水下限幼龄苹果树叶片光合特性研究[J], 节水灌溉, 2016, 6(5): 51–56. [Li Bo, Guo Xianghong, Sun Xihuan, et al. A study on leaf photosynthesis properties of young apple trees at different lower limt of irrigation under water storage pit irrigation conditions[J]. Water Saving Irrigation, 2016, 6(5): 51–56.]

[8] 李蕊. 蓄水坑灌坑深及灌水对矮砧苹果幼树生长影响研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2017. [Li Rui. Effect of pit depths and irrigation under water storage pit irrigation on growth of dwarf stock young apple trees[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2017.]

[9] 赵文渊, 孙西欢, 马娟娟, 等. 蓄水坑灌下苹果树冠层导度日变化及影响因子研究[J]. 节水灌溉, 2020(9): 64-68, 74. [Zhao Wenyuan, Sun Xihuan, Ma Juanjuan, et al. Study on the diurnal variation of canopy conductance of apple trees under water storage pit irrigation and its influencing factors[J]. Water Saving Irrigation, 2020(9): 64-68, 74.]

[10] 郑利剑. 基于稳定同位素技术的蓄水坑灌下矮砧苹果树水分迁移机制研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2019. [Zheng Lijian. Moisture migration mechanism of dwarfing apple tree under water storage pit irrigation based on stable isotope technology[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2019.]

[11] 高照全, 李志强, 陈吉虎. 不同水分条件下盆栽苹果树蒸腾速率动态模拟[J]. 植物生理学报, 2013, 49(12): 1385-1392. [Gao Zhaoquan, Li Zhiqiang, Chen Jihu. Dynamic simulation of transpiration rates of potted apple (*Malus domestica*) trees under different water condition[J]. Plant Physiology Journal, 2013, 49(12): 1385-1392.]

[12] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 1976, 273(927): 593-610.

[13] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predictingstomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions[J]. Progress in Photosynthesis Research Springer, 1987: 221-224.

[14] Legates D R, Mccabe G J. Evaluating the use of "goodness-of-fit" measures in hydrologic and hydroclimatic model validation[J]. Water Resources Research. 1999, 35(1): 233-241.

[15] 高冠龙, 冯起, 刘贤德. 等. 三种经验模型模拟荒漠河岸柽柳叶片气孔导度[J]. 生态学报, 2020, 40(10): 1-9. [Gao Guanlong, Feng Qi, Liu Xiande, et al. Simulating the leaf stomatal conductance of the desert riparian *Tamarix ramosissima* Ledeb based on three empirical models[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(10): 1-9.]

[16] 刘延波, 孙洪荣, 项阳, 等. 灰色关联度分析法筛选贵州玉米苗期抗旱种质[J]. 种子, 2014, 33(10): 74-77. [Liu Yanbo, Sun Hongrong, Xiang Yang, et al. Germplasm selection of drought-resistance maize seedlings by grey relational grade analysis[J]. Seed, 2014, 33(10): 74-77.]

[17] 司建华, 常宗强, 苏永红, 等. 胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应[J]. 西北植物学报, 2008, 28(1): 125-130. [Si Jianhua, Chang Zongqiang, Su Yonghong, et al. Stomatal conductance characteristics of *Populus euphratica* leaves and response to environmental factors in the extreme arid region[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28(1): 125-130.]

[18] 李明霞, 耿桂俊, 白岗栓, 等. 更新修剪对盛果末期苹果光合能力及果实品质的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011, 39(1): 179-185. [Li Mingxia, Geng Guijun, Bai Gangshuan, et al. Effect of renewal pruning on apple photosynthetic ability and fruit quality in final full productive stage[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2011, 39(1): 179-185.]

[19] 柴梦滢. 蓄水坑灌下苹果树叶片光合效率的影响研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2018. [Chai Mengying. Photosynthetic efficiency of apple leaves under water storage pit irrigation[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2018.]

[20] 高娟. 施氮对蓄水坑灌苹果树叶片光合特性及果树生长的影响研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2019. [Gao Juan. Effects of nitrogen application on growth and photosynthetic characteristics of apple trees under water storage pit irrigation[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2019.]

[21] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 灰胡杨叶片气孔导度特征及数值模拟[J]. 林业科学, 2016, 52(1): 136-142. [Wang Haizhen, Han Lu, Xu Yali, et al. Characteristics of stomatal conductance of *Populus pruinosa* and the quantitative simulation[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2016, 52(1): 136-142.]

[22] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘气孔导度及其影响因子[J]. 西北植物学报, 2001, 21(6): 30-36. [Ruan Chengjiang, Li Daiqiong. Stomatal conductance and influence factors of seabuckthorn in Loess Hilly Region[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2001, 21(6): 30-36.]

[23] 唐凤德, 武耀祥, 韩士杰, 等. 长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5649-5655. [Tang Fengde, Wu Yaoxiang, Han Shijie, et al. Relationship of stamatal conductance of leaf with environmental factors in broad-leaved Korean pine forest at Changbai Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5649-5655.]

[24] 周丽娜, 刘艳, 张蕾, 等. 林下参叶片气孔导度与环境因子的关系研究[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(33): 16616-16618. [Zhou Lina, Liu Yan, Zhang Lei, et al. Research on the relationship between the stomatal conductance and environmental factors of ginseng under forest[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(33): 16616-16618.]

[25] 马蓉, 麦麦提吐尔逊·艾则孜, 海米提·依米提, 等. 新疆博斯腾湖北岸芦苇叶片气孔导度特征及数值模拟[J]. 西北农业学报, 2016, 25(1): 123-128. [Ma Rong, Mamattursun Eziz, Hamid Yimit, et al. Characteristics and quantitatives simulation of stomotal conductance of phragmites communis leaves in north shore of Bosten Lake in Xinjiang[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2016, 25(1): 123-128.]

[26] 苏里坦, 阿迪力·吐拉尔别克, 王兴勇, 等. 地下变水位条件下塔里木河下游河岸胡杨林蒸腾模型[J]. 干旱区地理, 2016, 37(5): 916-921. [Su Litan, Adili Tulaerbieke, Wang Xingyong, et al. Transpiration model of *Populous euphratica* in the lower reaches of Tarim River under groundwater fluctuation[J]. Arid Land Geography, 2016, 37(5): 916-921.]

[27] 刘树宝, 陈亚宁, 李卫红, 等. 黑河下游不同林龄胡杨水分来源的 D、^{18}O 同位素示踪[J]. 干旱区地理, 2014, 37(5): 988-995. [Liu Shubao, Chen Yaning, Li Weihong, et al. Application of D and ^{18}O stable isotopes in analyzing the water sources of different ages of *Populus euphratica* in the lower reaches of the Heihe River[J]. Arid Land Geography, 2014, 37(5): 988-995.]

Environmental response and modeling of stomatal conductance of apple trees on the Loess Plateau

MIAO Yu[1], GAO Guanlong[1,2,3], LI Wei[1]

(1. College of Environment and Resource, Shanxi University, Taiyuan 030006, Shanxi, China; 2. Shaanxi Key Laboratory of Land Consolidation, Chang'an University, Xi'an 710064, Shaanxi, China; 3. Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China)

Abstract: In this study, stomatal conductance (g_s) was used to measure the exchange rate of water, CO_2, and other substances between plants and the external environment. The observation and simulation of g_s effectively indicated the exchange of substances and various physiological parameters. The Loess Plateau is typical of a temperate monsoon climatic zone in China and supports an agricultural area dominated by the cultivation of apple trees. In this study, an LI-6400 portable photosynthesis system was used to observe the physiological parameters of apple trees in situ on the Loess Plateau, the diurnal variation characteristics of their g_s, and the relationships of these variables with environmental factors. The g_s was simulated using the Jarvis model and the Ball-Woodrow-Berry (BWB) model. The results show that (1) the diurnal variation of g_s in apple trees on the Loess Plateau showed a bimodal curve in August and September when temperatures were high and radiation was strong. The solar radiation increased gradually in the mornings (8:00—12:00), the stomata opened, and the first peak of g_s appeared between 11:00 and 13:00. Around the noon hour (12:00—14:00), stimulated by the increase in temperature (T_a), the stomata of plants closed for a short period during the "midday depression of photosynthesis" to reduce water loss from plant cells. In the afternoon (14:00—18:00), as T_a and photosynthetically-active radiation (PAR) decreased, g_s gradually increased, and a second peak appeared between 15:00 and 17:00. (2) Using the gray correlation degree, the correlation between g_s and various environmental factors was as follows (in descending order): (PAR, 0.731)>CO_2 concentration (C_a, 0.712)>vapor pressure deficit (VPD, 0.702)>T_a (0.689)> relative humidity (h_s, 0.673). The response relationship between g_s and the various environmental factors produced the following results: (1) it increased with increases in PAR, T_a, C_a, and h_s and decreased with increases in VPD, and (2) The simulation of g_s showed that the value of the determination coefficient (0.678), the modified coefficient of efficiency (0.335), and the modified index of agreement (0.803) were higher in the Jarvis model than in the BWB model (0.329, −1.630, 0.138), and the mean absolute error (0.103) was smaller than the error in the BWB model (0.143). Comparison of the simulation accuracy of multiple models showed that the Jarvis model had superior simulation accuracy. The results of the analysis of g_s in response to environmental factors and its simulation in apple tree leaves on the Loess Plateau is important to understand how the demand for water by the leaves changes throughout the day. This knowledge can be used to improve the efficiency of water utilization and thus optimize the harvest. In the future, simulation studies of g_s for a variety of crops grown in arid and semi-arid climatic conditions may benefit from the application of the Jarvis model in resource management.

Key words: stomatal conductance; grey relational degree analysis; apple tree; Loess Plateau